EL GENERO *CALOPAPPUS* (COMPOSITAE, MUTISIEAE)

Por
Jorge V. Crisci * y Susana E. Freire *

SUMMARY

The suffrutex genus *Calopappus* of Compositae (Mutisieae, Nassauviinae) from central Chile that contained hitherto two species is considered in this study as a monotypic genus. The single species *C. acerosus* Meyen is described and illustrated (external morphology, palinology, leaf anatomy and geographical distribution). This taxon shows closer affinities with *Nassauvia* and *Triptilion*. However, *Calopappus* is differentiated of them principally by its pollen morphology and capitula solitary respectively.

INTRODUCTION

El género *Calopappus* es un arbusto en cojín, endémico de los Andes del centro de Chile desde Aconcagua hasta Curicó y pertenece a la tribu Mutisieae, subtribu Nassauviinae por sus corolas bilabiadas, ramas del estilo truncadas, anteras sagitadas y por el tipo de estratificación de la exina de sus granos de polen. Fue creado por Meyen en 1834 sobre la base de *C. acerosus*. En 1847 Remy describió una segunda especie, *C. acanthifolius*. Más allá del pasaje de este género a la sinonimia de *Nassauvia* y las consiguientes nuevas combinaciones, estas dos especies fueron consideradas como entidades específicas diferentes. Un detallado estudio ha demostrado que *Calopappus* tiene una sola especie y por consiguiente debe ser tratado como un género monotípico.

Los objetivos de este trabajo son: 1) Brindar una descripción del género y de su única especie; 2) Analizar sus caracteres palinológicos; 3) Analizar sus caracteres anatómicos foliares; 4) Establecer su distribución geográfica y hábitat y 5) Discutir sus relaciones genéricas.

---

* División Plantas Vasculares, Museo de La Plata. 1900 La Plata. Argentina.

MATERIALES Y METODOS

El presente estudio está realizado sobre la base de material de herbario. Las abreviaturas usadas para los herbarios, en la cita de ejemplares, son las listadas en la séptima edición del *Index Herbariorum* (HOLMGREN, KEUKEN and SCHOFIELD, 1981).

Algunos granos de polen fueron preparados para su estudio según el método de acetólisis de ERDTMAN (1960); otros fueron colocados en alcohol etílico al 95%, se colorearon con fucsina básica y el montaje se realizó en gelatina-glicerina. Los granos de polen acetolizados fueron observados con el Microscopio Electrónico de Barrido (MEB). Después de la acetólisis los granos fueron lavados repetidas veces con agua destilada para quitarles los restos de ácido. Cada muestra fue diluida en una gota de alcohol etílico al 95% sobre un sostén de especimen ("specimen holder"). Las muestras fueron luego secadas al aire y cubiertas con una capa de 50 a 100 Å de Carbón y cerca de 200 a 300 Å de una aleación de Oro y Paladio para producir conductividad. Finalmente, los granos de polen fueron estudiados y fotografiados utilizando un MEB (JEOL JK II) de alta resolución del Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires, Argentina.

Para los estudios anatómicos foliares el material fue reconstituido colocándolo en una solución de etilen-glicol durante cinco a siete días. Las transecciones se realizaron a mano alzada incluyendo el material en médula de hinojo, se aclararon en hipoclorito de sodio al 50% y se tiñeron con safranina diluida. Los preparados para estudios epidérmicos se obtuvieron con cortes a mano libre para un mejor estudio de los aparatos estomáticos y se colorearon con safranina diluida. Como medio de montaje se usó glicerina diluida al 10%. Los dibujos son originales y se realizaron con la ayuda de una cámara clara.

HISTORIA DEL GENERO

El género *Calopappus* fue descripto por MEYEN (1834) sobre la base de la especie *C. acerosus* e incluido dentro de la subtribu Nassauviinae. DE CANDOLLE (1838) excluyó *Calopappus* de las Nassauviinae y lo colocó en la subtribu Mutisiinae. REMY (*in* GAY, 1847) describió una nueva especie: *C. acanthifolius*. WEDDELL (1855) consideró a *Calopappus* como un sinónimo de *Nassauvia*, realizó las nuevas combinaciones: *N. acerosa* (= *C. acerosus* Meyen) y *N. remyana* (= *C. acanthifolius* Remy) y ubicó estas dos especies en el subgénero *Mastigophorus* por poseer principalmente capítulos solitarios. REICHE (1905) siguió el criterio de WEDDELL. Sin embargo, un reciente estudio taxonómico-numérico de todos los géneros de la subtribu Nassauviinae (Crisci, 1974) confirma a *Calopappus* como un género válido. Cabrera (1982) en su revisión del género *Nassauvia* excluyó *Calopappus* de este taxon.

TAXONOMIA

CALOPAPPUS Meyen

Calopappus Meyen, Reise **1:** 315, 1834. Especie tipo: *C. acerosus* Meyen.

Subarbusto pigmeo, formando cojines. Tallos ascendentes, ramificados desde la base. Hojas imbricadas, sésiles, enteras, linear a linear-ovadas, vaginantes en la base. Capítulos solitarios en los ápices de las ramas, sésiles entre las hojas superiores. Involucro obdeltado; brácteas involucrales triseriadas, estrechamente ovadas, escariosas. Receptáculo glabro. Flores 4-5 por capítulo, isomorfas, hermafroditas, fértiles. Corolas blancas o blanco-violáceas, bilabiadas, glabras; labio exterior liguliforme, tridentado; labio interior bífido, con lóbulos revolutos y agudos en el ápice. Estambres 5; filamento inserto en la base del tubo de la corola, cilíndrico, glabro; anteras connatas con apéndice apical ovado, sagitadas en la base, glabras. Estilo bífido; ramas truncadas en el ápice, con una corona de pelos colectores, papilosas en la superficie adaxial y glabras en la superficie abaxial. Papus blanco, paleáceo; paleas estrechamente lineares, ciliadas en el margen, dispuestas en una serie, libres entre sí. Aquenios glabros, obovados a oblongos.

El nombre del género proviene del griego y significa "hermoso papus", debido a la forma y color de esta parte de la flor.

Calopappus acerosus Meyen, Reise **1:** 315, 1834; De Candolle *in* Deless. Ic. select. 4: t 79, 1839. Tipo: CHILE: *Meyen* ("Types of the Berlin Herbarium", fototipo serie Field Museum of Natural History 16025, LP, US). Fig. 1

Calopappus acanthifolius Remy *in* C. Gay, Fl. Chil. III: 298, 1847. Tipo: CHILE, "Talcaregue ... 19", *Gay s.n.* (Holótipo, P; fototipo serie Field Museum of Natural History 38131, LP, US).

Nassauvia remyana Weddell, Chloris Andina **1:** 51, tab. 12 A, 1855.

Nassauvia acerosa (Meyen) Weddell, Chloris Andina **1:** 51, 1855.

Nassauvia acanthifolia (Remy) Grandj. *in* Verh. Dutsch. Wiss. Ver. Santiago (Chile) n. f. III 65, 1936.

Subarbusto pigmeo, formando cojines, de 7-15 cm de altura. Tallos ascendentes, ramificados desde la base, con un mechón de pelos sobre la superficie externa de la inserción de las hojas. Hojas sésiles, imbricadas; con lámina

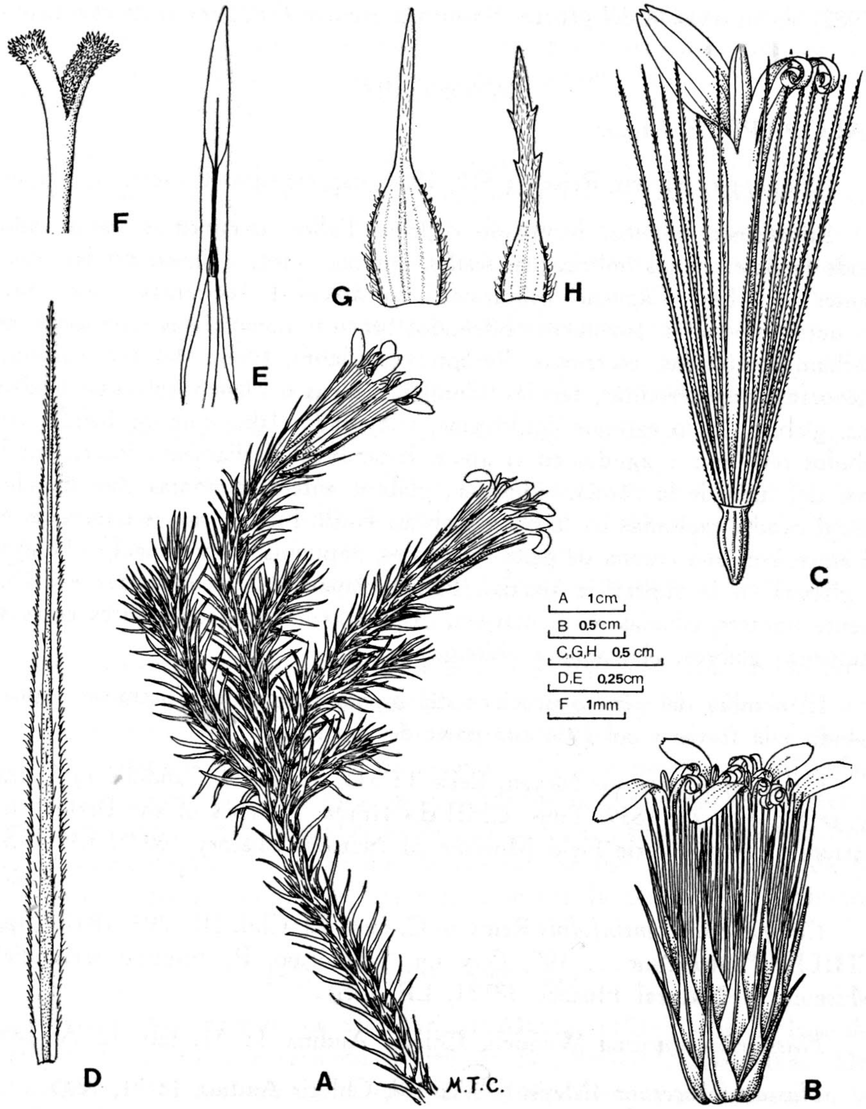
F
E
G
H
C
A 1cm
B 0,5 cm
C,G,H 0,5 cm
D,E 0,25cm
F 1mm
D
A
M.T.C.
B

FIGURA 1. *Calopappus acerosus*. a, planta; b, capítulo; c, flor; d, palea del papus; e, estambre; f, ramas del estilo; g-h, hojas. (A-F, *Barros* 9811; G-H, *Ricardi* 3226).

linear a linear-ovada, de 8-14 mm long. y 0.5-1.8 mm a., margen dentado-espinoso o entero y ápice agudo, mucronado-espinuloso, pubescentes (con pelos no glandulares) sobre ambas caras o glabras; base abrupta o suavemente dilatada en una porción vaginiforme, con pelos glandulares y no glandulares en los márgenes; hojas superiores erectas, apretadas contra el tallo, dispuestas en fascículos en el ápice de las ramas estériles; hojas inferiores más o menos abiertas, escarrosas a recurvadas.

Capítulos solitarios en los ápices de las ramas, sésiles entre las hojas superiores. Involucro obdeltado de 17-25 mm de alt. y 12-15 mm diám.; brácteas involucrales 11-13, dispuestas en tres; brácteas externas de 14-21 mm long. y 1-2 mm a., estrechas en la parte superior, pubescentes (con pelos no glandulares) o glabras, ligeramente dentado-espinulosas en el margen y basalmente dilatadas con pelos glandulares y no glandulares en los márgenes; brácteas internas de 18-25 mm long. y 2.5-3.2 mm a., linear-ovadas, glabras, con el margen entero y acuminado-espinosas en el ápice. Receptáculo plano, glabro. Flores 4-5 por capítulo; corola blanca o blanco-violácea, glabra, de 15.5-27 mm long. y 0.5-1.8 mm a., labio exterior ligulado con ápice tridentado de 7-10 mm long. y 2.5 mm a.; labio interior formado por dos lacinias de 6-9 mm long. y cada lacinia de 0.9 mm a. Anteras de base sagitada, glabras, de 8-10 mm long., colas de 2-3 mm long., filamentos de inserción subdorsal con respecto a las anteras, con collar (anteropodio) diferenciado. Estilo de 12-21 mm long., bífido con ramas de 0.8-1.5 mm long.; estilopodio hemisférico.

Aquenios glabros, obovados a oblongos, de 2.8-5 mm long. y 1-1.8 mm diám., con un disco epígino conspicuo. Papus paleáceo, paleas finamente denticuladas, blancas, de 15-20 mm long. y 0.5 mm a., dispuestas en una sola serie y libres entre sí.

OBSERVACIONES: Remy (*in* GAY, 1847) describió una segunda especie, *C. acanthifolius* y diferenció este nuevo taxon del *C. acerosus* Meyen por sus hojas ligeramente dilatadas hacia la base, más anchas que en *C. acerosus*, con margen dentado-espinuloso y pubescentes sobre ambas caras.

Sin embargo y aunque existe una considerable variación en la forma, margen y pubescencia de las hojas de *C. acerosus*, estas variaciones no permiten el reconocimiento de diferentes entidades taxonómicas por las siguientes razones: 1) No se han encontrado otros caracteres vegetativos o florales correlacionados con estas diferencias; 2) No existen diferencias geográficas o separaciones ecológicas de estas formas y 3) Esta variación ocasionalmente está presente en un mismo ejemplar (Fig. 1 G-H).

POLEN

Granos de polen 3-colporados, esferoidal prolatos a esferoidal oblatos, 52-63 x 53-61 μm. Apocolpios de 4-7 μm. Colpos de 47-52 x 0.5-2 μm, extremos redondeados, márgenes de los colpos lisos o ligeramente irregulares, con tendencia a juntarse en el ecuador; membrana del colpo con procesos sexinosos pequeños y numerosos. Ora lalongados 3-5 x 8-9 μm, extremos ecuatoriales agudos, sin contracción en el eje polar. Mesocolpios de 41-44 μm. Exina de 6-6.5 μm de grosor en los polos, de 6.5-7.5 μm en el ecuador. Tectum de 2 μm de grosor en los polos, de 2-2.5 μm en el ecuador, provisto de espínulas, baculado. Báculos no ramificados. Infratectum de más o menos 2 μm de grosor en los polos, de 2.5-3.5 μm en el ecuador, baculado. Báculos no ramificados. Nexina de 2 μm de grosor en los polos, de 2-2.5 μm en el ecuador. Fig. 2

La morfología de la exina representa un carácter de valiosa utilidad en la sistemática de los géneros de las Compuestas. Stix (1960) señaló que dentro de esta familia se encuentran 42 tipos diferentes de estratificación de la exina. De los cuales, 5 están presentes en la subtribu Nassauviinae (CRISCI, 1974). El tipo descripto para *Calopappus* corresponde al "type *Calopappus*" (= tipo *remyana* de PARRA y MARTICORENA, 1972) y se caracteriza por presentar infratectum de mayor grosor que el tectum y ambos, infratectum y tectum, separados por una gruesa membrana no paralela a la nexina (zigzagueante). Por otra parte, este tipo de grano de polen distingue a *Calopappus* de los restantes géneros de la subtribu Nassauviinae.

ANATOMIA FOLIAR

La sección transversal de las hojas presenta márgenes planos, con una leve saliencia en la cara abaxial a nivel del nervio medio. Las *células epidérmicas* adaxiales así como las abaxiales presentan paredes exteriores muy gruesas (6-8 μm a.) cubiertas sin embargo por una delgada cutícula (ca. 1 μm a.). (Fig. 3C). El *mesófilo* presenta estructura dorsiventral con 1 a 3 capas de parénquima en empalizada en la cara superior y 6 a 7 capas de parénquima esponjoso en la cara inferior. Los *haces vasculares* son colaterales y están rodeados por vainas parenquimáticas. El haz vascular medio presenta tanto adaxial como abaxialmente casquetes de fibras esclerenquimáticas. Los haces vasculares mayores sólo presentan casquetes esclerenquimáticos en la cara adaxial. Es frecuente también la presencia de haces de fibras en las márgenes de la hoja (Fig. 3D).

ESTOMAS: Los estomas están presentes en ambas caras de las hojas, dispuestos paralelamente a las venas principales y ligeramente hundidos con respecto a las restantes células epidérmicas. Son de tipo ciclocítico, rodeados

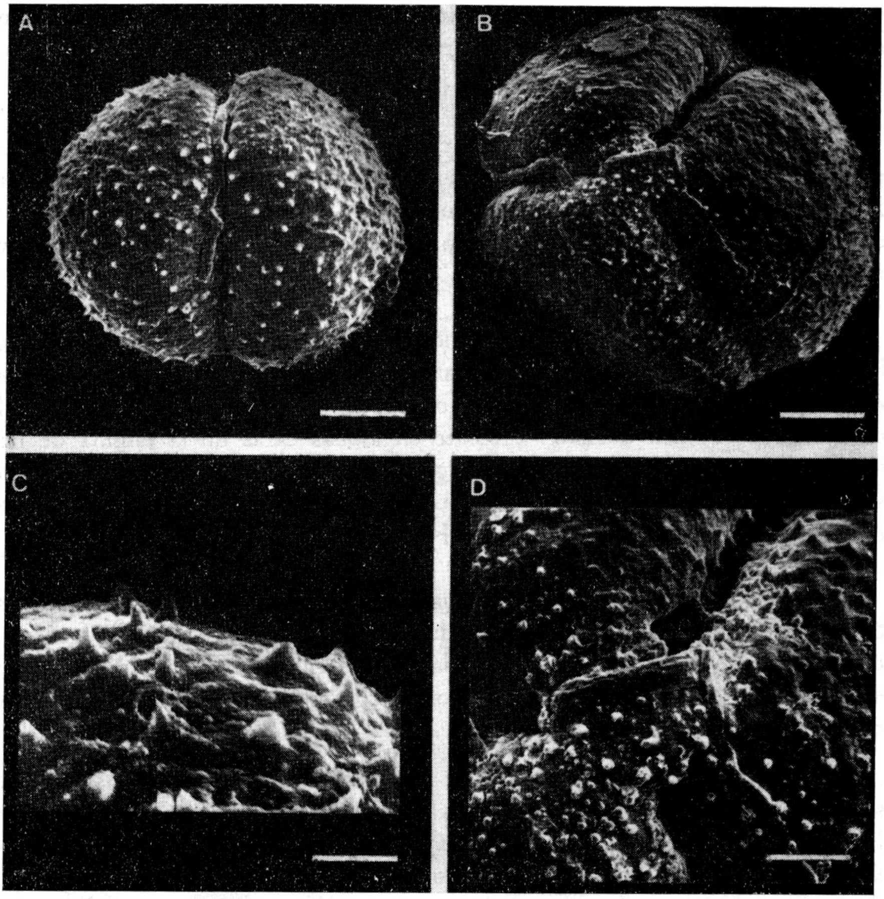

FIGURA 2. Polen de *Calopappus acerosus* (*Barros* 9811). Fotografías tomadas con el Microscopio Electrónico de Barrido (MEB). a, grano de polen en vista ecuatorial, la línea blanca representa ca. 17 µm; b, grano de polen en vista polar, la línea blanca representa ca. 14 µm; c, grano de polen mostrando la superficie con espinas cónicas, la línea blanca representa ca. 5 µm; d, detalle del grano de polen en vista polar, la línea blanca representa ca. 6 µm.

por 2 a 6 células anexas (ocasionalmente se encuentran estomas de tipo anomocítico), de contorno elíptico a circular, de 21-30 μm long. y 18-30 μm a. (Fig. 3B).

TRICOMAS: Los tipos de tricomas encontrados en las hojas de *Calopappus* pertenecen a dos categorías de acuerdo a la clasificación propuesta por RAMAYYA (1962): tricomas no glandulares "pelo flageliforme aseptado oblicuo" y tricomas glandulares "pelo glandular biseriado" (ocasionalmente multiseriado).

1) *Pelo flagelado aseptado oblicuo.* Uniseriado, formado por una célula basal, una o dos células pequeñas más anchas que largas con los septos oblicuos y una larga célula terminal con el extremo aguzado y pared basal oblicua; 120-390 μm de long. Presente en ambas caras de la lámina de las hojas (excepto en el caso de láminas glabras) y en la margen de la porción vaginiforme de todas las hojas. Este tipo de pelo está presente también en las cicatrices foliares de ramas y tallos (Fig. 3A).

2) *Pelo glandular biseriado.* Usualmente está formado por dos células basales pequeñas, un corto o largo pedúnculo de dos filas de células generalmente subopuestas y de paredes gruesas y una cabeza redonda multicelular; 45-60 μm de long. Presente sólo en los márgenes de la porción vaginiforme de las hojas (Fig. 3E).

Los estudios anatómicos foliares de los géneros de la subtribu Nassauviinae son escasos. ESPINOSA (1933), CABRERA (1939) y PYYKKÖ (1966) describieron la anatomía de la hoja de unas pocas especies del género *Nassauvia*. VUILLEUMIER (1969) en su revisión del género *Perezia* se refirió en especial al tipo de tricomas. De acuerdo a los cuales pueden realizarse las siguientes observaciones:

1) *Calopappus* comparte con *Nassauvia* la presencia de tricomas glandulares y no glandulares (carácter señalado por CABRERA para *Nassauvia*, 1982), siendo a su vez dichos tricomas del mismo tipo en *Nassauvia* y *Calopappus* (CRISCI y FREIRE, en preparación);

2) *Calopappus* y *Nassauvia* presentan un fuerte desarrollo de tejido esclerenquimático acompañando a los haces vasculares, y

3) *Perezia* presenta en sus hojas únicamente tricomas glandulares semejantes a los descritos para *Calopappus*. Por otra parte, los pelos glandulares observados en *Calopappus* son comunes en otros géneros de las Compuestas (SOLBRIG, 1961; CABRERA y RAGONESE, 1978; FREIRE en prensa, etc.), lo cual se

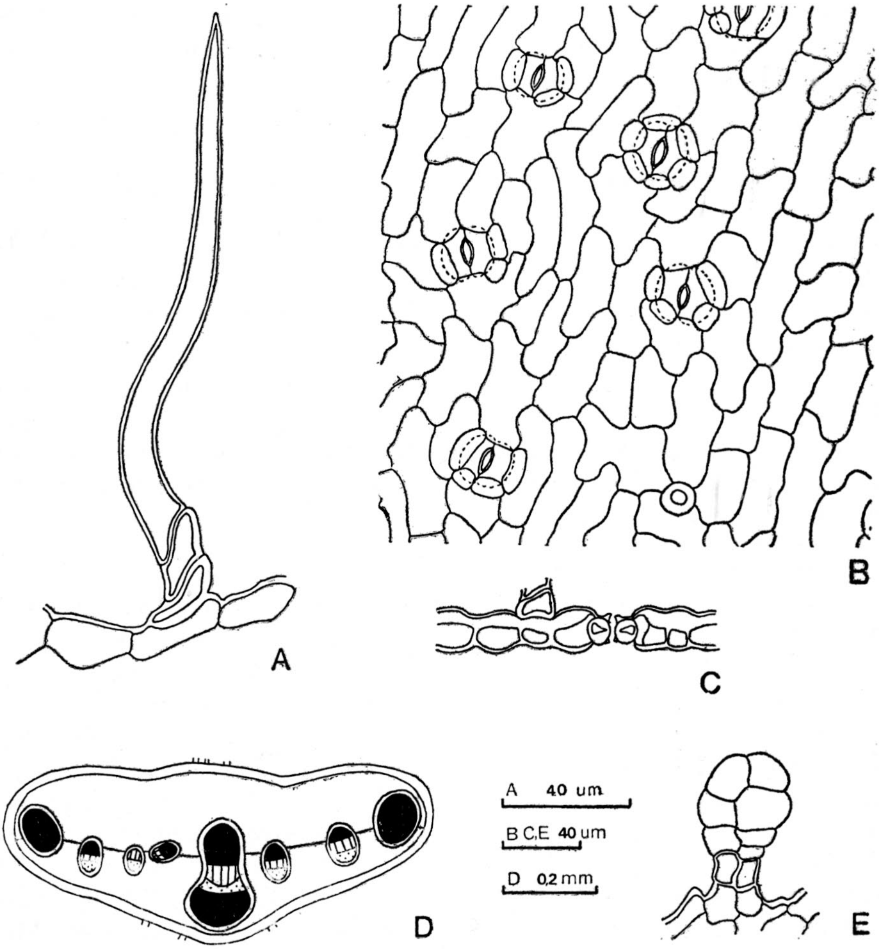

FIGURA 3. Anatomía de la hoja de *Calopappus acerosus*. a, pelo de tipo flagelado aseptado oblicuo de la lámina y base de las hojas; b, epidermis superior con estomas ciclocíticos; c, epidermis superior en transección; d, transección de la hoja; e, pelo glandular biseriado de la base de las hojas. (A, *Barros* 9811; B. *Ricardi* 3226; C-D, *Ricardi* 2971; E, *Werdermann* 638).

corresponde con la aseveración de STEBBINS (1967: 111) de que el gran desarrollo de tricomas glandulares multicelulares es una característica de las especies de Compuestas de regiones xerofíticas o semixerofíticas.

DISTRIBUCION GEOGRAFICA Y ECOLOGIA

El género *Calopappus* está restringido a los Andes de la región central de Chile, entre los 33° hasta cerca de los 36° de lat. Sur y a partir de los 70° hasta los 72° de long. W, desde los 2300 m. s. m. hasta los 3200 metros de altura (Fig. 4). El área citada está ubicada desde el punto de vista biogeográfico en la provincia Chilena Central del dominio Andino-Patagónico (CABRERA y WILLINK, 1973).

Las condiciones climáticas de esta área son rigurosas, bien por el exceso de frío o por falta de agua. Por lo tanto, la mayor parte de las especies que crecen en esta región muestran claras adaptaciones a condiciones xerofíticas (plantas en cojín o formas compactas, densa cubierta de tricomas, hojas frecuentemente reducidas, etc.).

EPOCA DE FLORACIÓN: Enero-Abril.

Material examinado. CHILE: Provincia Aconcagua. Dep. Los Andes, Saladillo, río Blanco, 3000 m, 24 Mar 1967, *O. Zöllner 1406* (CONC, LP); Portillo, Cerro Jack, 3100 m, "cojines", 11 Mar 1954, *Ricardi 2971** (CONC); Provincia de Colchagua, San Fernando, Vegas del Flaco, Alto de las Cabras, 2650 m, 10 Feb 1955, *Ricardi 3226** (CONC); Provincia Coquimbo, Dep. Illapel, cerro La Yerba Loca, east of La Vega Escondida, in the Andes east of Cuncumen, 3200 m, "perennial herb 0.1 m fl. yellow-brown", 26 Feb 1939, *J. L. Morrison, R. Wagenknecht 17430* (MO, UC); Provincia Curicó, Teno, La Montaña, 2800 m, 27 Ene 1945, *Barros 9811*●* (LP); Provincia Santiago, Valle del río Volcán, La Engorda, 2700 m, "flore pallido purpureove", Mar 1933, *C. Grandjot s. n.* (CONC 1090, MO 1063507); Cordillera Lo Valdes, valle de La Engorda, 2700 m, Mar 1933, *C. Grandjot s. n.* (CONC 21256); Cordillera, Valle Morales, 2500 m, 6 Feb 1936, *C. Grandjot s. n.* (CONC 21271); Cordillera de Las Condas, Refugio de Farellones, 2300 m, "lígulas blancas", 9-12 Feb 1957, *G. Looser 5756* (LP); San Ramón, Cumbre Cerro Pirámide, 3000 m "más o menos frecuente", 5 Abr 1959, *F. Schegel 2492** (CONC); Cord. río San Francisco, Fierro Carrera, ca. 3000 m, Feb 1925, *Dr. E. Werdermann 638** (LP, UC, US); Andes of Chili, above Santiago, Exploring Expedition under the command of Capt. Wilkes (US).

---

* Material examinado en los estudios anatómicos foliares; ● Material examinado en el análisis del polen.

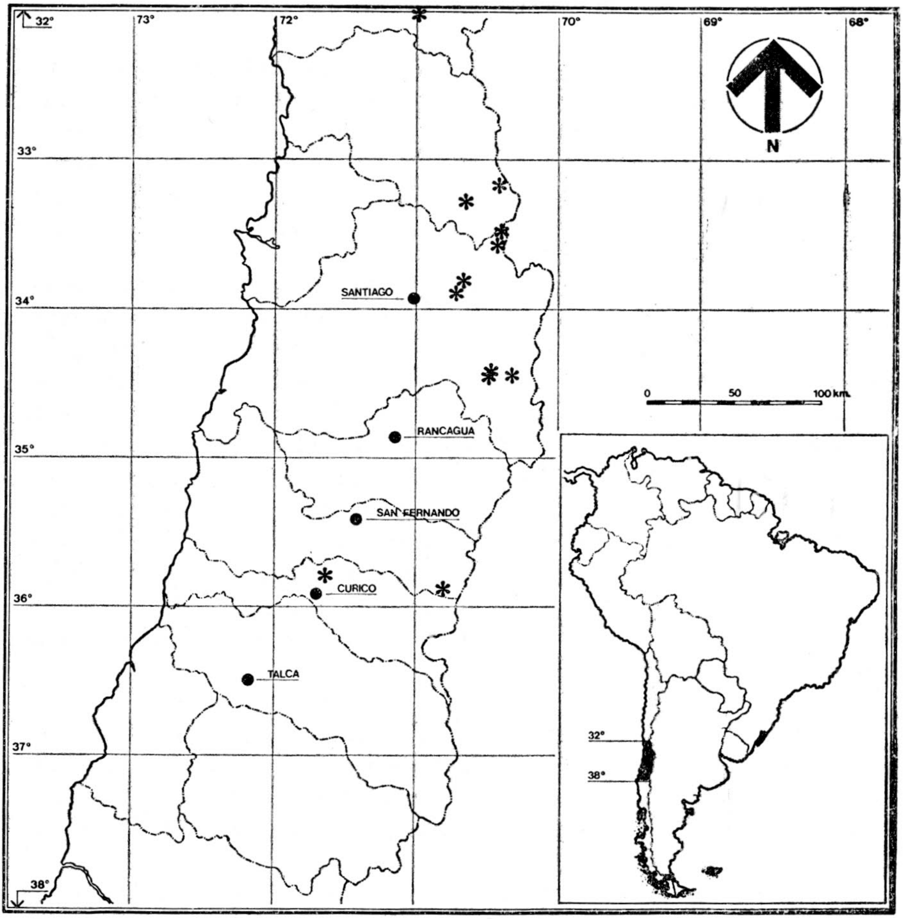
32°
73°
72°
70°
69°
68°
33°
34°
35°
36°
37°
38°
N
SANTIAGO
RANCAGUA
SAN FERNANDO
CURICO
TALCA
0
50
100 km.
32°
38°

FIGURA 4. Mapa del centro de Chile mostrando la distribución de *Calopappus acerosus*.

RELACIONES GENERICAS

Calopappus es un miembro de la tribu Mutisieae, subtribu Nassauviinae por poseer corolas bilabiadas con el labio exterior tridentado y el labio interior bífido, anteras sagitadas en la base y estilo bífido con ramas truncadas en el ápice (CRISCI, 1974). DE CANDOLLE (1838) fue el único autor que excluyó el género *Calopappus* de las Nassauviinae, pero sus caracteres indican claramente que *Calopappus* pertenece a la subtribu Nassauviinae.

Calopappus presenta estrechas relaciones con el género *Nassauvia* Comm. ex Juss. (ambos géneros tienen papus paleáceo dispuesto en una sola serie, generalmente 5 flores por capítulo, corolas glabras, hojas enteras con márgenes espinosos, ramas del estilo truncadas, etc.). Sin embargo, *Calopappus* se diferencia de *Nassauvia* por la morfología del polen, el número de series de las brácteas involucrales y por el tamaño de los capítulos. *Calopappus* presenta la exina de sus granos de polen con tectum e infratectum de diferente espesor y tectum e infratectum separados por una gruesa membrana ("type *Calopappus*", CRISCI *l. c.*); brácteas involucrales triseriadas y capítulos de 17-25 mm alt. *Nassauvia* presenta la exina de sus granos de polen con tectum e infratectum del mismo espesor y tectum e infratectum separados por una delgada membrana ("type *Oxyphyllum*", CRISCI *l. c.*); brácteas involucrales biseriadas y capítulos de 4-15 mm alt.

El estudio taxonómico-numérico de la subtribu Nassauviinae (CRISCI, *l. c.*) muestra que *Calopappus* no solamente está relacionado a *Nassauvia,* sino que también presenta afinidades con *Triptilion* Ruiz et Pav. *Calopappus* se diferencia sin embargo de *Triptilion* por sus capítulos solitarios y hojas enteras.

Calopappus representaría el grupo hermano de *Triptilion* y *Nassauvia,* a su vez los tres formarían el grupo hermano del grupo formado por *Polyachyrus* y *Moscharia.* Estos cinco géneros constituyen un grupo avanzado dentro de la subtribu Nassauviinae ya que comparten entre sí los siguientes estados derivados: reducción del número de flores por capítulo y agregación de capítulos en inflorescencias secundarias o pseudocefalios (CRISCI, *l. c.*).

LITERATURA CITADA

CABRERA, A. L. 1939. Cuatro especies nuevas del género *Nassauvia* (Compositae). Not, Mus, La Plata, **4**: 157-163.

— 1982. Revisión del género *Nassauvia* (Compositae). Darwiniana, **24** (1-4): 283-379.

CABRERA, A. L. y A. M. RAGONESE. 1978. Revisión del género *Pterocaulon* (Compositae). Darwiniana, **21** (2-4): 185-257.

CABRERA, A. L. y A. WILLINK. 1973. Biogeografía de América Latina. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. OEA. Washington, D. C. Serie biología, monografía No. 13.

CANDOLLE, A. P. DE. 1838. Nassauviinae. Prodr., 7 (1): 48-74.

CRISCI, J. V. 1974. A. Numerical-Taxonomic Study of the Subtribe Nassauviinae (Compositate, Mutisieae). Journ. Arn. Arb. **55** (4): 568-610.

ERDTMAN, G. 1960. The acetolysis method. A revised description Sv. Bot. Tidskr. **54:** 561-564.

ESPINOSA, R. 1932. Oekologische Studien uber Kordillerenpflanzen Bot. Jahrb. **65:** 120-211.

FREIRE, S. E. En prensa, Revisión del género *Lucilia* (Compositae, Inuleae). Darwiniana.

HOLMGREN, P. K., W. KEUKEN & E. K. SCHOFIELD. 1981. Index Herbariorum. Part 1. The Herbaria of the World. Ed., **7:** 1-324. Bohn, Scheltema and Holkema. Utrecht/Antwerpen. Dr. W. Junk B. V. Publischers The Hague, Boston.

MEYEN, 1834. Reise, **1:** 315.

PARRA, O. y C. MARTICORENA. 1972. Granos de polen de Plantas Chilenas II. Compositae-Mutisieae. Gayana, **21:** 1-107.

PYYKKÖ, M. 1966. The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic Plants. Ann. Bot. Fennici, **3:** 453-622.

RAMAYYA, N. 1962. Studies on the trichomes of some Compositae I. General structure. Bull. Bot. Surv. India, **4** (1-4): 177-188.

REICHE, K. 1905. Flora de Chile, **4.** Santiago, 488 págs.

REMY, J. 1847. Compositae. *in* GAY, C. Historia Física y Política de Chile, Botánica. 3. París y Chile.

SOLBRIG, O. T. 1961. Leaf and nodal anatomy of some andean Compositae Astereae. Journ. Arn. Arb. **42:** 276-294.

STEBBINS, G. L. 1967. Adaptative radiation and trends of evolution in higher plant *in* T. DOBZHANSKY, M. K. HECHT, & W. C. STEERE (eds.), Evolutionary Biology, **1:** 101-142. Appleton- Century-Crofts, New York.

STIX, E. 1960. Pollenmorphologische Untersuchungen an Compositen. Grana palyn. **2** (2): 41-114.

VUILLEUMIER, B. S. 1969. The systematics and evolution of *Perezia* sect. *Perezia* (Compositae). Contr. Gray Herb. Harvard Univ., **199:** 1-163.

WEDDELL, H. A. 1855. Chloris Andina, **1:** 45-53. Chez P. Bertrand, Paris *(Nassauvia)*.